УДК 591.84 : 597.6

Е. И. Домашевская

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ НАДКОСТНИЦЫ У БЕСХВОСТЫХ АМФИБИЙ

На бедренных костях амфибий (личинки *Rana temporaria, Pelobates fuskus, Hyla arborea* на стадии 46, 47, 49 по Терентьеву, 1950; на стадии метаморфоза личинки, сеголеток и половозрелых амфибий) в различные периоды онтогенеза изучались начальные стадии появления периоста и его последующее развитие в процессе замещения хрящевой закладки костью с обращением особого внимания на клеточный состав и общую архитектонику по морфологическим и гистохимическим признакам.

Кусочки бедренной кости вместе с периостом или только отщепленный периост вырезали из средней части диафиза, зоны проксимального и дистального метафизов.

Отобранный материал фиксировали в жидкости Карнуа, 10 %-м нейтральном формалине, 6 %-м формалине, на насыщенном растворе бензойной кислоты, в 80° и 96°-м этаноле при комнатной температуре и при +4 °С. В тех случаях, когда периост вырезали с подлежащей костью, отобранные кусочки помещали в 10 %-й раствор динатриевой соли этилендиаментетрауксусной кислоты при 18 °С (рН 7,4). Подготовленные образцы заливали в парафин. Гистологические срезы (5—6 мкм) окрашивали гематоксилин-эозином по Майеру и по Делафильду, а также селективными методами для выявления определенных структур; в клетках определяли митотический индекс площади клеток, их ядерно-плазменное отношение. Числовые показатели обработаны методами вариационной статистики.

У личинок на стадии 46 периост начинает дифференцироваться в диафизарной зоне будущей кости. Первые признаки периостальных структур появляются на основе перихондра еще до возникновения здесь костной пластинки. В это время в самом глубоком слое перихондра клетки приобретают характерный вид остеобластов и начинают продуцировать фермент щелочную фосфатазу. Оба эти признака свидетельствуют о начале развертывания периостального остеопластического процесса. По-видимому, появление первых остеобластов связано с проникновением кровеносных сосудов в перихондр и остеогенной дифференцировкой клеток перихондра в локусах, подготовленных к периостальному остеогенезу. Деятельностью этих клеток по окружности диафизарной хрящевой закладки в виде такого пояса начинает формироваться периостальная костная манжетка.

Клетки, приобретающие свойства остеобластов, морфологически выделяются в новом периосте более крупными размерами, округлым ядром с сетчатой структурой и массивной цитоплазмой со слабыми оксифильными свойствами. Для них характерна также определенная топография: они располагаются непосредственно у поверхности закладки и обращены к ней цитоплазматической массой, тогда как ядро в каждой клетке находится на противоположном конце, удаленном от фронта начинающегося остеогенеза. Такое полярное распределение ядра и цитоплазмы придает зрелому функционирующему остеобласту своеобразный вид кометы, обращенной «хвостом» к строящейся кости (рис. 1). Созревающие остеобласты (преостеобласты) имеют более симметричные контуры с центральной локализацией ядра. Массы цитоплазмы в них не превышает $^1/_3$ ее объема в зрелых формах. По фронту остеогенеза остеобласты в периосте располагаются в один ряд. Здесь почти нет волокнистых структур, фиброзный каркас располагается несколько по-

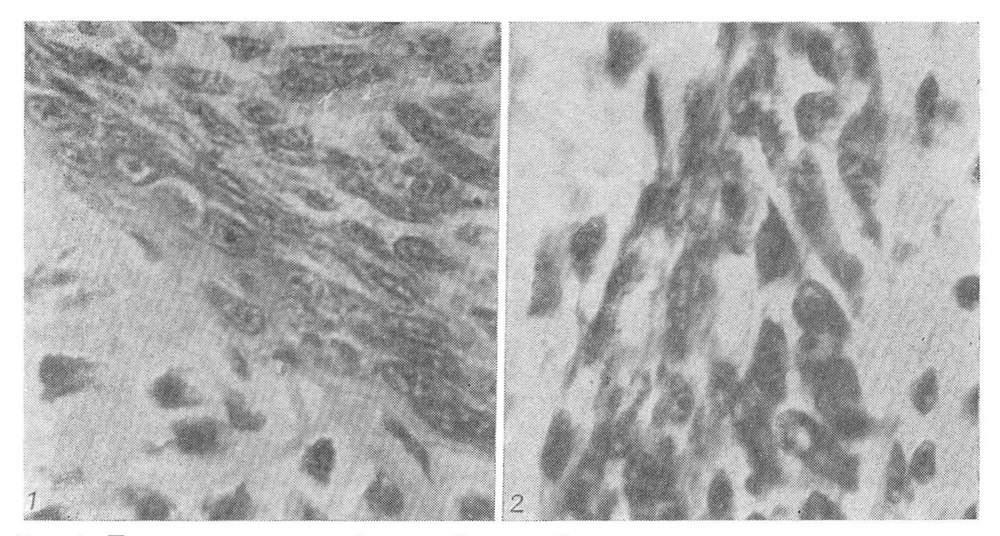


Рис. 1. Перихондр закладки бедренной кости *Rana temporaria* (в области диафиза). Видны дифференцирующиеся остеобласты во внутреннем слое перихондра (гематоксилин Делафильда — эозин; об. 40, ок. 7).

Рис. 2. Периост области заворота хрящевого эпифиза и метафиза бедренной кости лягушки. Между хрящевым эпифизом и костью располагаются скелетогенные клетки (гематоксилин Делафильда — эозин; об. 60; ок. 7).

верхностнее и связан непосредственно с преостеобластическими дифференцировками. Общая толщина периоста в диафизарной зоне не превышает 52 мкм.

В метафизарной зоне трубчатой кости уже на 46-й стадии остеогенеза лягушки имеется типичное для земноводных грибовидное разрастание эпифизарного хряща (рис. 2). В круговой щели между диафизарной областью развивающейся кости и хрящевым дивертикулом ее эпифиза с момента появления диафизарной костной манжетки соседствуют на небольшом расстоянии кость и хрящ. В этой области сохраняется также своеобразная структура, свидетельствующая не только о возможной функциональной совместимости перихондра и периоста, но и о их единстве по генезу.

Перихондрально-периостальный участок включает всего 2—3 ряда клеток, из которых внутренний слой состоит из остеобластов, а наружный — из хондробластов (рис. 2). В концевом верхушечном отделе щели, куда край костной трубки не достигает, содержатся только хондробласты.

У личинок 47-й стадии развития в трубчатых костях конечностей сохраняется та же ситуация, которая описана для стадии 46 с той лишь разницей, что перихондральная костная трубка в области диафиза приобретает несколько большие размеры по длине и массе. Если на предыдущей стадии зачаток костного диафиза выглядел на гистологическом срезе как тонкая (10—12 мкм) пластинка, то на стадии 47 она достигает в толщину 24 мкм и уже содержит в своем составе единичные остеоциты (включенные в кость остеобласты) (рис. 3). В центральной части диафиза остеобласты периоста приобретают удлиненную форму и продольное расположение без выраженной полярной ориентировки к фронту остеогенеза (рис. 3). Изменение формы в остеобластах, как правило, сопряжено с их функциональной активностью (Мажуга, 1978; Вечерская, 1984). Можно полагать поэтому, что в срединной зоне диафиза развивающейся кости остеопластический процесс приобретает постепенно меньшую интенсивность, чем в метафизах.

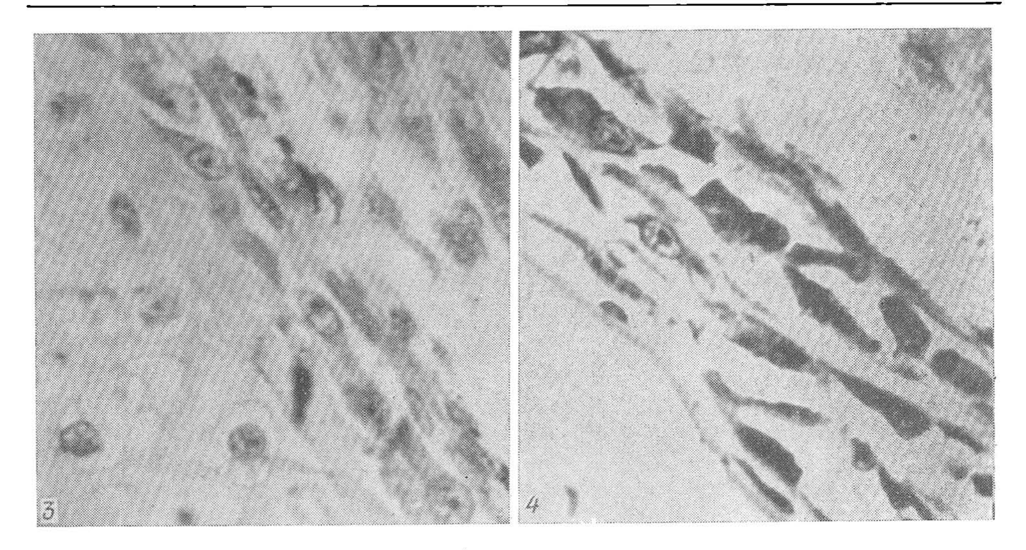


Рис. 3. Периост центра диафиза бедренной кости *R. temporaria* на 47-й стадии развития. Отмечаются единичные остеоциты в периостальной кости (гематоксилин Майера — эозин; об. 40, ок. 7).

Рис. 4. Периост зоны диафиза кости лягушки на 49-й стадии развития. Отмечается очаг энхондральной резорбции, в котором уже заметны зачатки миелогенного ретикулума (гематоксилин — эозин; об. 40, ок. 7).

Клетки второго (наружного) ряда морфологически более разнородны. Среди них встречаются преостеобластические стадии со сравнительно крупным ядром. И те и другие связаны с коллагеновым каркасом, образованным, по-видимому, их участием.

Количественное распределение клеток в различных зонах периоста характеризуется следующими показателями: в диафизарной области на протяжении 340 мкм содержится 11 остеобластов и 10 фибробластоподобных клеток.

У личинок травяной лягушки 49-й стадии развития в бедренной кости заметна прежде всего прибавка в ее размерах по длине и в поперечнике. Перихондральная костная трубка хорошо сформирована. В центре диафиза в хрящевом стержне к этому времени появился очаг энхондральной резорбции, в котором уже заметны зачатки миелогенного ретикулума (рис. 4). В проксимальном и дистальном отделах хрящевого стержня отчетливо выступает зональная дифференцировка хондроцитов, в связи с чем по длине хрящевого стержня выделяются территории: эпифизов, пролиферирующих хондроцитов, гипертрофированных хондроцитов, отличающихся своей цитоархитектоникой.

Периост также приобретает в массе преимущественно за счет увеличения количества остеобластов, располагающихся, как правило, в два ряда, и фибробластоподобных клеток. Этот показатель соответствует заметной интенсификации остеопластического процесса в связи с ускорением темпов роста костного звена и скелета в целом. Толщина периоста сохраняется более или менее равномерной на всем протяжении и составляет примерно 50 мкм.

На начальной стадии метаморфоза личинки травяной лягушки имеют уже сформированные трубчатые кости в тазовой конечности. Периост в них сохраняет вид сравнительно тонкой по массе структуры, включающей 3 (не более 4) ряда клеток, укрепленных фибриллярным каркасом. Заметным признаком, появившемся к этому времени в периосте, выступает не столько его общая структура, сколько состояние клеток. В отличие от периоста у личинок лягушек на этой стадии онтогенеза остеобласты в периосте приобретают форму удлиненных клеток с плот-

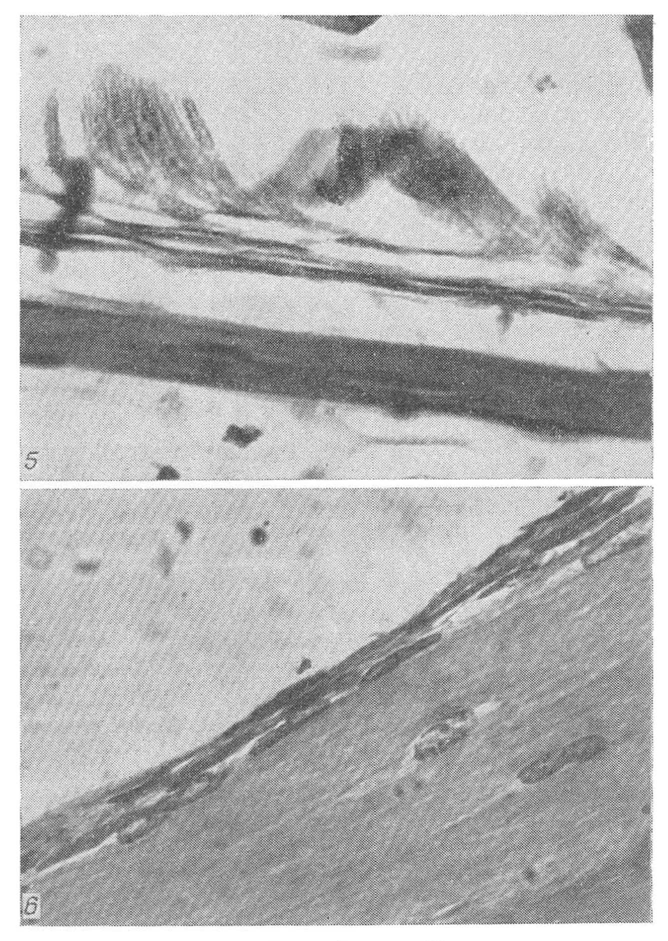


Рис. 5. Периост проксимального метафиза бедренной кости лягушки после завершения метаморфоза. Видны удлиненные по форме остеобласты (гематоксилин Майера — эозин; об. 40, ок. 7).

Рис. 6. В сформированной бедренной кости половозрелой R. temporaria надкостница представлена однослойной структурой (гематоксилин Майера — эозин; об. 90, ок. 7).

ным штриховидным ядром (рис. 5). Фактически клетки, ограничивающие фронт периостального остеогенеза, по форме мало отличаются от более поверхностно расположенных клеток периоста. Такой метаморфоз остеогенных клеток связан, по-видимому, с переходом периоста в состояние зрелой дифинитивной тканевой дифференцировки, для которой удлиненная форма остеогенных клеток является обычной. Если бы изменения в форме остеобластов были сопряжены со снижением интенсивности остеопластического процесса, то они проявились бы в различных участках периоста неравномерно, поскольку периостальный остеопластический процесс совершается в различных зонах кости с неодинаковой интенсивностью. Об этом же свидетельствует и чисто количественный показатель распределения остеобластов. Несмотря на изменение формы, их количество на эквивалентной протяженности периоста остается в пределах 9—10 единиц на 340 мкм.

Естественно, возникает вопрос: каким путем пополняется состав остеогенных клеток в периосте? На гистологических срезах длинных костей травяной лягушки личиночных стадий развития в периосте мы всегда находили клетки в состоянии митоза. Доля этих клеток невелика: среди остеобластов митотический индекс не превышает 0,2 %, а для

клеток менее дифференцированных (в наружном слое) он достигает 1,0—1,5 %. Из этих наблюдений можно предположить, что периост относится к самоподдерживающимся тканевым системам. Пополнение клеток в нем происходит преимущественно за счет менее дифференцированных состояний и частично за счет функционально зрелых остеобластов.

С началом метаморфоза, когда бедренная кость в растущей конечности уже почти сформирована, периост в диафизарной области переходит в зрелое состояние и его клетки, включая остеобласты, приобретают компактно-удлиненную форму со сравнительно мелким плотным ядром также удлиненной формы. В структуре периоста к этому времени усиливается коллагеновый волокнистый каркас, и весь периост становится более плотным и прочным. Зрелый периост можно поэтому, прилагая определенное усилие, отделить от кости в виде тонкой пленки, чего нельзя сделать с периостом только формирующимся, при такой попытке он обычно разрушается.

В закончивших рост костях или в периоды сезонного прекращения роста клетки периоста становятся морфологически однотипными (рис. 6). Среди них не встречаются с признаками функционирующих остеобластов, хотя все клетки такого периоста являются потенциально остеогенными. При изменении условий в нем могут активизироваться остеопластические функции с появлением морфологически идентифицируемых остеобластов в зонах возобновления процессов ремоделирования кости или ее роста.

По этой причине у взрослых лягушек в период летнего активного состояния всегда обнаруживаются зональные особенности в структуре периоста, количестве в нем клеточных рядов, а также форме и размерах самих клеток. При этом в диафизарной области структура периоста существенно не изменяется, поскольку периостальный рост кости в диафизе у взрослых лягушек практически прекращается.

Таким образом, в растущих костях скелета амфибий надкостница представлена сложной структурой, состоящей из остеогенных клеток, находящихся на разных стадиях дифференцировки. В костях сформированного и закончившего рост скелета она превращается в однослойную структуру, состоящую из внешне однотипных фибробластоподобных клеток.

Вечерская Т. П. Пролиферативные свойства остеогенных клеток в растущем скелете птиц и млекопитающих: Тез. докл. Респ. научн. конф., посв. 150-летию со дня рождения В. А. Беца.— Киев, 1984.— 95 с.
Кащенко Н. Ф. Что такое мезенхима // Изв. Томск. ун-та.— 1986.— № 10.— С. 1—24.
Мажуга П. М. Кровеносные капилляры и ретикулоэндотелиальная система костного мозга.— Киев: Наук. думка, 1978.— 190 с.
Терентьев П. В. Лягушка.— М.: Сов. наука.— 1950.— 345 с.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 19.05.87

УДК 591.473.3 : 598.6

В. Ф. Сыч, И. А. Богданович

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ МЕТАТАРЗАЛЬНЫХ МЯКИШЕЙ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ОТРЯДА КУРООБРАЗНЫХ

В процессе сравнительно-морфологического изучения аппарата двуногой локомоции птиц наше внимание привлекли мягкие утолщения кожи в области дистального эпифиза цевки (tarsometatarsus), расположенные на плантарной поверхности метатарзо-фаланговых суставов. Каких-либо сведений об их строении и функции в доступной